Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile, 55: 75-86 (2006)

LIOLAEMUS CONFUSUS, UNA NUEVA ESPECIE DE LAGARTIJA DE LA CORDILLERA DE LA COSTA DE CHILE CENTRAL (SAURIA, LIOLAEMINAE): EVIDENCIA FENÉTICA Y CITOGENÉTICA

HERMAN NÚÑEZ[1] y DANIEL PINCHEIRA-DONOSO[2]
[1]Museo Nacional de Historia Natural, Casilla 787, Santiago, Chile; Correo electrónico: hnunez@mnhn.cl
[2]Centre for Ecology and Conservation, Department of Biological Sciences, University of Exeter, Cornwall Campus, Penryn TR10 9EZ, Cornwall, United Kingdom; Correo electrónico: D.PincheiraDonoso@exeter.ac.uk

RESUMEN

La radiación evolutiva de los lagartos del género *Liolaemus* ha determinado activos eventos de especiación en los ecosistemas de montaña. Diferentes presiones selectivas en hábitat aislados por valles de menores altitudes parecen representar un modelo preliminar adecuado para explicar tal situación. Varios estudios han concluido que la diversidad de los lagartos Liolaeminae parece estar subestimada en estas áreas. De hecho, la convincente acumulación de evidencia a favor de numerosos nuevos taxa descubiertos durante las últimas dos décadas, y previamente reconocidos bajo otras especies, parece otorgar soporte a esta idea.
Trabajo de campo conducido en la Cordillera de La Costa de Chile central (Sexta Región) mostró la presencia de una adicional y controvertida población de *Liolaemus* inicialmente determinada como *Liolaemus monticola*. Sin embargo, análisis detallados desarrollados sobre caracteres fenotípicos y evidencias cromosómicas sugieren que representa un taxón hasta ahora desconocido.
En el presente estudio se describe este linaje como *Liolaemus confusus* sp. nov. Esta nueva especie puede ser diferenciada de *L. monticola* por singularidades en la estructura de su patrón de coloración, en la arquitectura de las lamelas, y por un número cromosómico diploide diferente.

Palabras clave: Riqueza de especies, Nueva especie, *Liolaemus confusus* sp. nov., *Liolaemus monticola*, Liolaeminae, Chile.

ABSTRACT

***Liolaemus confusus*, a new species of lizard for the Coastal range of central Chile (Sauria, Liolaeminae): phenotypic and cytogenetic evidence.** The evolutionary radiation of *Liolaemus* lizards has led to the occurrence of active speciation events in mountain ecosystems. Differential selective pressures in habitat isolated by lower-elevation valleys seem to provide a preliminary model to explain such a situation. Several studies have concluded that the diversity of Liolaeminae lizards appears to be underestimated in those areas. Indeed, the accumulation of convincing evidence in favour of a number of new taxa discovered during the last two decades, and previously recognized under other species, would support this idea.
Field work recently conducted in the Coastal Range of central Chile (Sixth Region) showed the presence of an additional controversial *Liolaemus* population initially identified as *Liolaemus monticola*. Nonetheless, detailed analyses performed on different phenotypic and chromosomal traits suggested that it represents an unknown taxon.
In the present study we describe this lineage as *Liolaemus confusus* sp. nov. This new species can be distinguished from *L. monticola* by differences in the colour pattern structure, in the architecture of the lamellae, and by a different diploid number of chromosomes.

Key words: Species-richness, New species, *Liolaemus confusus* sp. nov., *Liolaemus monticola*, Liolaeminae, Chile.

INTRODUCCIÓN

La investigación conducida durante los últimos años sobre diversos grupos de saurios ha permitido elaborar satisfactorias hipótesis acerca de los factores involucrados en su radiación evolutiva (*e.g.*, Losos 1994; Losos y Schluter 2000; Schluter 2000; Losos y Miles 2002). Diversos estudios han establecido, mediante procedimientos filogenéticos (Felsenstein 1985; Harvey y Purvis 1991), cómo la diversidad de microhábitat y las relaciones geográficas entre especies emparentadas pueden regir procesos de especiación (Coyne y Orr 2004; Fox *et al*. 2003; Losos *et al*. 2003). Modelos de desarrollo más bien recientes, tales como el principio de desplazamiento de caracteres reproductivos y ecológicos, resultan significativos en este contexto (Schluter 2000; Coyne y Orr 2004). Por ejemplo, la evolución

de las complejas comunidades de iguanianos tropicales del género *Anolis* se ha visto favorecida por la gran heterogeneidad de perchas en los diversos hábitats. Esto ha permitido la coexistencia de numerosas especies relacionadas, como resultado de especializaciones condicionadas por diferentes estructuras de microhábitat, determinando una diversidad de más de 400 taxa descritos hasta ahora (Ávila-Pires 1995; Roughgarden 1995; Losos 2004).

Más recientemente, estudios de diferentes microestructuras, tales como la arquitectura de las escamas (Losos *et al*. 2002) y las glándulas exosomáticas (Escobar *et al*. 2001), han intentado evaluar y comprender el influjo de presiones ambientales (*e.g*. selección natural y sexual) e historias filogenéticas en sus rutas de especialización. En estos campos de investigación, la compleja estructura del género *Liolaemus* de Sudamérica, uno de los grupos de vertebrados más diversificados que se conocen (*i.e*. > 160 especies), ha contribuido con interesante y controversial evidencia. Diversos estudios han mostrado cómo ciertas adaptaciones alométricas (Jaksic y Núñez 1979; Jaksic *et al*. 1980; Schulte *et al*. 2004), dietarias (Espinoza *et al*. 2004) y químicas (Escobar *et al*. 2001) parecen seguir patrones de especialización raramente observados en otros grupos de saurios. Sin embargo, parece ser también que, dada la extraordinaria riqueza biológica de este linaje, la elaboración de conclusiones más definitivas sólo será posible en el contexto de sucesivos estudios que reúnan mayor cantidad de información, de manera de contar con una imagen más completa y representativa.

Los estudios disponibles, debido a limitaciones filogenéticas entre muchas otras, suelen reunir un escaso porcentaje de las especies conocidas. Y por tanto, normalmente también una escasa representatividad de los patrones macroevolutivos que han determinado su radiación. El descubrimiento de diversas nuevas especies durante la ultima década (*e.g*., Scolaro y Cei 1997; Núñez *et al*. 2000, 2003, 2004; Espinoza y Lobo 2003; Pincheira-Donoso y Núñez 2003, 2005; Pincheira-Donoso y Ramírez 2005) y el incremento de la información filogenética (Schulte *et al*. 2000; Espinoza *et al*. 2004) han permitido complementar significativamente el esquema necesario para desarrollar análisis comparativos más precisos. No obstante, es todavía necesario el estudio de poblaciones crípticas que, reconocidas bajo especies previamente descritas (*e.g*. Lobo y Espinoza 1999), pueden esconder antecedentes para responder preguntas cuyas respuestas parecen aún elusivas (ver Coyne y Orr 2004).

El desarrollo de sucesivos estudios conducidos en los ecosistemas de montaña de Chile ha permitido reunir diversas series de especímenes reconocidas como nuevas especies. Algunas de ellas esenciales para la formulación de posteriores hipótesis relacionadas con la historia evolutiva del grupo (*e.g*. Núñez *et al*. 2000, 2004; Pincheira-Donoso y Núñez 2005). Una interesante muestra recientemente estudiada reúne individuos procedentes de Chile central, cuyas afinidades fenotípicas permiten asociarla con *Liolaemus monticola*. Sin embargo, el estudio de diversos caracteres, tales como la peculiar estructura de sus escamas y su número cromosómico sugieren que se trataría de una especie desconocida. El objetivo del presente artículo es exponer tal evidencia y proponer formalmente a estos ejemplares como una nueva especie para la ciencia.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los ejemplares tipo fueron recolectados en la localidad cerro Los Robles de la Comuna de Lolol (0266400 E; 6146299 N), los días 1 de febrero de 2006, y el 18 de marzo del mismo año. El procedimiento de captura de individuos se desarrolló por medio de lazos de hilo atados al extremo de cañas de pescar (ver Donoso-Barros 1966). A continuación, los animales fueron trasladados en bolsas de género al laboratorio, para realizar observaciones detalladas de su fenología y cariología. Cuatro de ellos fueron tratados para obtención de cromosomas.

Los ejemplares restantes (ver Cuadro 1 para detalle) fueron fijados con formalina al 7% y conservados en alcohol de 70º. La totalidad de la serie tipo se encuentra depositada en la Colección Herpetológica del Museo Nacional de Historia Natural de Chile (MNHN).

Las mediciones de proporciones corporales se obtuvieron con un nonio (0,1 mm de precisión), siguiendo los criterios de Peters (1974). Se agregaron además los valores de longitud de la cabeza (medida desde el borde anterior del meato auditivo hasta el extremo de la escama rostral), el ancho de

la cabeza (tomado en la parte más ancha de ella, a la altura de los ojos), y el alto de la cabeza (tomada en vertical a la altura de los ojos, desde el plano de la garganta hasta la cima de la cabeza). La totalidad de estas variables fueron utilizadas como caracteres distintivos de la nueva especie.

RESULTADOS

Liolaemus confusus sp. nov.

Holotipo. MNHN-4063, hembra, recolectada en el cerro Los Robles, de la Comuna de Lolol, VI Región Administrativa, el 18 de marzo de 2006 por Herman Núñez y Francisco Zorondo.

Alotipo: MNHN-4064, iguales datos que el holotipo

Paratipos. Machos, MNHN-4064, 4066, iguales datos que el holotipo, MNHN-4068, 4072, 4072, 4074, 4075, 4076 y 4077, recolectados en la localidad tipo, el 1 de febrero de 2006, por Herman Núñez. Hembras, MNHN-4065, 4067, iguales datos que el holotipo, MNHN-4069, 4070, 4071, 4073, recolectadas en la localidad tipo, el 1 de febrero de 2006, por Herman Núñez. En el Cuadro 1 se detallan las medidas de los ejemplares.

Diagnosis. La combinación de caracteres morfológicos de esta especie permite reconocerla como un miembro del subgénero *Liolaemus* (ver Pincheira-Donoso y Núñez 2005). Diagnósticos de este linaje son la presencia de cinco o menos escudos supralabiales, con el último de ellos encorvado hacia arriba, menos de cinco poros precloacales, una hilera única de lorilabiales y la ausencia de un proceso a modo de cuchillo en la tibia, entre los más significativos (ver Etheridge 1995), todos observados en *L. confusus*. Es una forma similar a *Liolaemus monticola*, de la cual se diferencia debido a que la banda melánica maxilar que exhibe se extiende desde la región del oído hasta la ingle, carácter que en *L. monticola* no se exhibe así, sino que dicho parche melánico sólo se extiende hasta la mistad de la distancia entre la axila y la ingle. En la escamación la diferencia principal estriba en que las lamelas sundigitales de los miembros anteriores y posteriores presentan un proceso lateral como espina, ausente en *L. monticola*. Las escamas que forman el pliegue detrás del oído son masivas y carenadas, carácter que no exhibe *L. monticola*.

Esta especie presenta un sistema cromosómico de 2n = 30 (A. Veloso y P. Espejo com. Pers.), lo que lo hace diferente de las formas de *L. monticola* que exhiben uno de 2n = 32 o más (ver Pincheira-Donoso y Núñez 2005).

CUADRO 1. Medidas de los ejemplares de la serie tipo de *Liolaemus confusus* sp. nov. MNHN es el acrónimo Colección herpetológica del Museo Nacional de Historia Natural; LHC, es longitud hocico-cloaca; LAI, es longitud axila.ingle; LEA, es longitud de la extremidad anterior; LEP, es longitud de a extremidad posterior; LC, es longitud de la cola; Lcab, es longitud de la cabeza; Acab, es ancho de la cabeza; Hcab, es altura de la cabeza; cort, significa cola cortada, reg, regenerada.

MNHN	Sexo	LHC	LAI	LEA	LEP	LC	Lcab	Acab	Hcab
4063	hembra	40,9	22,0	18,9	29,0	75,0	11,2	9,2	6,2
4064	macho	50,5	22,1	18,9	31,3	cort	12,3	9,5	5,9
4065	hembra	50,1	24,3	19,0	30,0	cort	12,1	9,1	6,2
4066	macho	51,4	24,0	20,8	34,0	cort	14,4	10,3	12,3
4067	hembra	45,0	21,6	18,4	29,2	cort	11,3	8,9	5,3
4068	macho	50,8	22,3	21,4	31,8	reg	12,9	11,0	6,2
4069	hembra	52,8	25,2	18,2	30,9	reg	12,0	8,9	6,6
4070	hembra	51,3	26,3	18,8	30,0	cort	12,5	10,0	6,9
4071	hembra	41,2	17,5	17,1	27,2	63,0	10,5	8,4	5,2
4072	macho	57,9	23,1	21,9	33,1	reg	14,0	10,1	5,9
4073	hembra	52,3	24,2	20,3	29,5	reg	12,2	9,0	5,5
4074	macho	58,5	22,5						
4075	macho	57,9	26,9	21,7	31,9	94,0	14,5	10,1	6,1
4076	macho	65,1	26,2	22,0	29,3	reg	15,5	11,3	7,1
4077	macho	60,0	28,9	20,3	35,5	reg	16,0	10,7	6,8

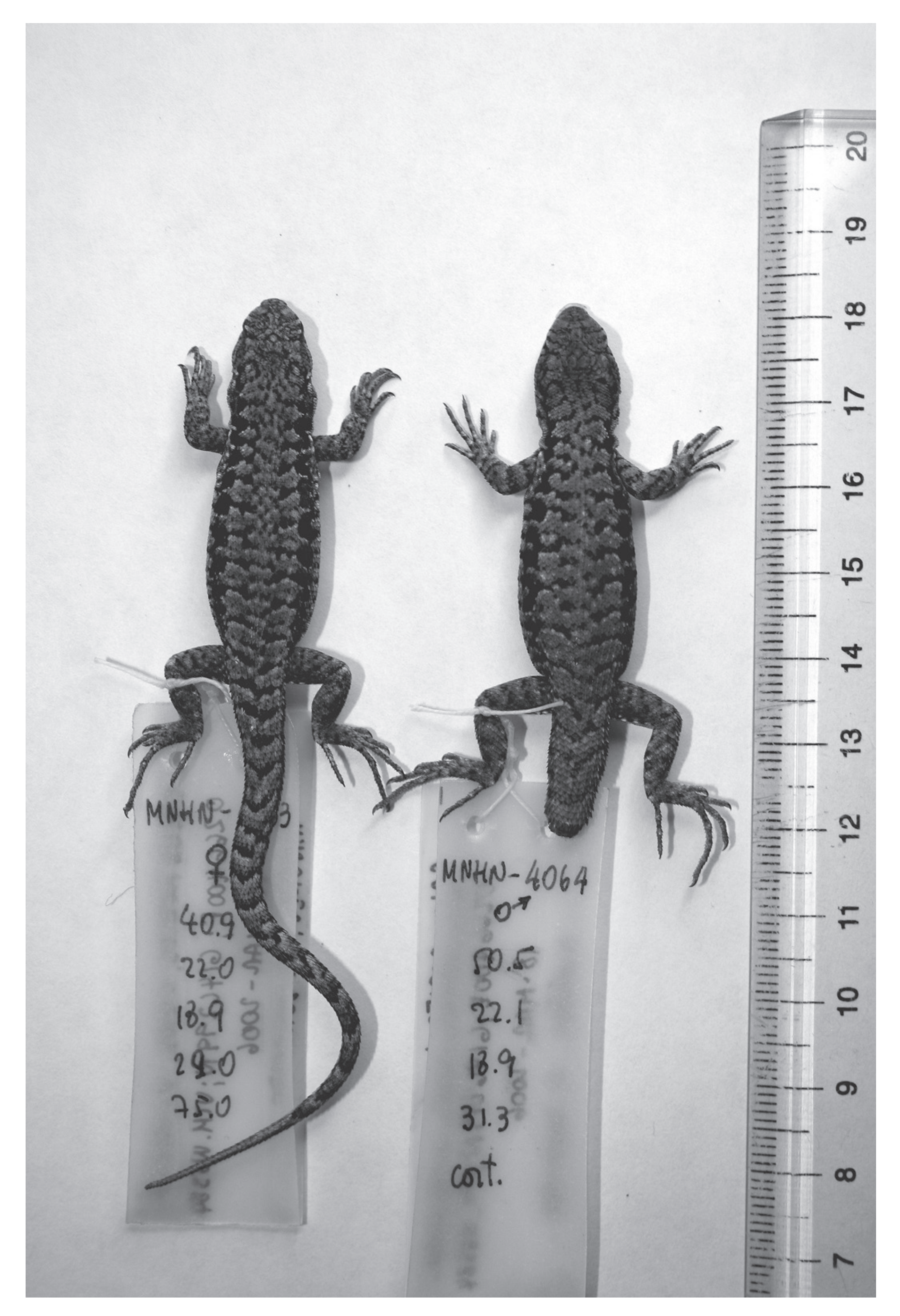


FIGURA 1. *Liolaemus confusus*, a la derecha el holotipo, a la izquierda el alotipo.

Descripción del Holotipo. Cabeza proporcionada, más larga (11,2 mm, medida desde el borde anterior del oído, hasta el extremo de la escama rostral) que ancha (9,2 mm, medida en la parte más ancha de la cabeza a nivel de los ojos); alto de la cabeza 6,2 mm (medida en la parte más alta, a nivel de los ojos).

Cuello tan ancho como la región occipital. Rostral extendido, en contacto con ocho escamas, entre ellas las dos escamas nasales. Dos postrostrales pequeños, cuatro internasales muy regulares, el más externo es alargado, actuando como un relleno. Nasales redondeados, con una proyección hacia delante y abajo que margina con el rostral. Tres escudetes impares del hocico, el anterior de forma romboidal, el medio es el de mayor tamaño, poligonal alargado hacia atrás, el posterior es pequeño y también poligonal; seis frontonasales muy grandes, que se distribuyen en torno a los escudetes impares del hocico, los frontonasales posteriores de gran superficie, laminares, convexos; dos grandes prefrontales, cuadrangulares, que divergen anteriormente; un azigos frontal, cuadrangular, alargado; dos postfrontales irregularmente pentagonales; interparietal romboidal, de la mitad del tamaño de las parietales, impresión pineal pequeña hialina; parietales poligonales, convexos.

Región supratemporal con escamas laminares, amplias, lisas, convexas, subimbricadas. Pileus de similar aspecto aunque las escamas son más pequeñas y semilunares.

Supraoculares grandes. 16 en la fosa izquierda; la región supraocular es pronunciadamente convexa. Los escudos exteriores son más pequeños que los escudos mediales. Cicum orbitalis compuesto por escamas alargadas, casi rectangulares.

Siete superciliares muy imbricadas. Alargadas y curvadas hacia abajo.

Subocular alargado, curvado hacia arriba en los extremos, abarca desde la mitad del tercer supralabial hasta la mitad del quinto. Una sola corrida de lorilabiales. Cinco supralabiales en el lado derecho, seis en el izquierdo, la cuarta supralabial discretamente curvada hacia arriba.

Escamas del borde anterior del ojo granulares, con órganos sensoriales en ellos, 18 palpebrales en el párpado superior derecho, 18 en el inferior, no prolongadas en flecos o peines, en el extremo libre de cada escama palpebral aparecen árganos sensoriales.

Región temporal con escamas redondeadas, notoriamente quilladas, no mucronadas, imbricadas, sin heteronotos. Escama auricular masiva, lisa; dos a tres escamas timpánicas sobresalientes en el borde anterior del meato auditivo.

Meato auditivo ovalado orientado verticalmente, más pequeño que la fosa orbitaria. Membrana timpánica transparente.

Inmediatamente detrás del meato auditivo existe un pliegue en forma de Y, que apunta con sus ramas abiertas hacia el meato, estas ramas convergen hacia caudal para formar la rama única que se prolonga hasta el pliegue antehumeral (“bolsillo”) que es discreto pero notorio. Estos bordes elevados están cubiertos de escamas agrandadas, quilladas notoriamente, masivas, yuxtapuestas, apuntando hacia fuera. Las escamas por sobre esta figura del pliegue, tanto aquellas que están debajo son granulares, lisas, yuxtapuestas con numerosos heteronotos (figura 2).

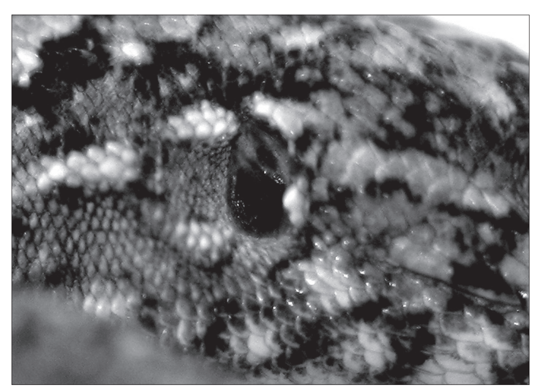


FIGURA 2. Detalle del pliegue posterior al oído que aparece con escamas agrandadas.

Órganos sensoriales en la punta del hocico, loreales, lorilabiales, región supraocular y subocular.

Escama sinfisial amplia tanto transversal como longitudinalmente, en contacto con cuatro escamas; tres pares de postsinfisiales, el primer par contactado, el segundo separado por las primeras gulares.

Cinco infralabiales en el lado derecho, cuatro en el izquierdo con escasos órganos sensoriales. Escamas de la región gular redondeadas, lisas, imbricadas. Cuello sin pliegue.

Escamas dorsales triangulares, anchas, quilladas, ligeramente mucronadas imbricadas, sin heteronosotos, y un poco más grandes que las ventrales.

Escamas de los flancos, más grandes que las dorsales, comparativamente las quillas son menos pronunciadas, imbricadas, redondeadas, sin heteronotos entre ellas. Ventrales redondeadas, lisas, imbricadas. 59 escamas al medio del cuerpo. Cloaca redondeada sin poros precloacales, restringidos a los machos. El alotipo presenta dos poros precloacales diminutos y amarillentos.

Región dorsal del húmero cubierto de escamas triangulares, fuertemente quilladas, imbricadas. Ventralmente, el húmero está cubierto de escamas redondeadas, lisas, con heteronotos entre ellas.

Dorso de la región radioulnar con escamas triangulares, amplias, fuertemente quilladas, imbricadas, por ventral, el antebrazo tiene escamas redondeadas, claramente triquilladas, imbricadas, borde dentado. Dorso de la mano con escamas redondeadas, discretamente quilladas, imbricadas; palmares similares a las ventrales del antebrazo.

Lamelas notablemente agrandadas, rectangulares, de disposición transversal, triquilladas, con la carena muy prominente, en que existe la singularidad de la presencia de dos dientes laterales al lado de cada carena de la lamela (figura 3). Secuencia de dígitos, 3=4>2>5>1.

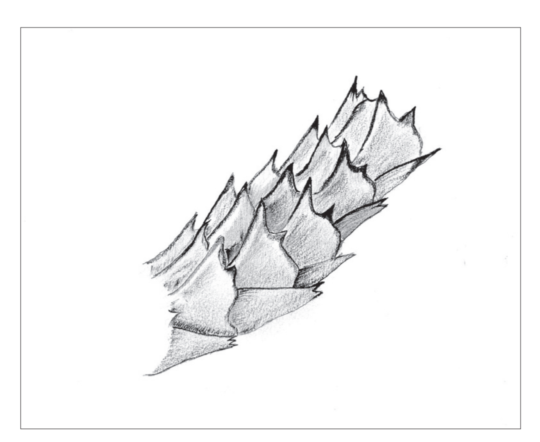


FIGURA 3 A. Visión ventrolateral de las lamelas del 4º dedo del pie de *Liolaemus confusus* (MNHN-4063).

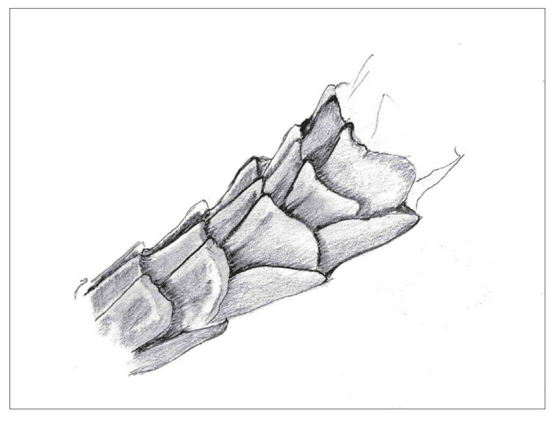


FIGURA 3 B. Visión ventrolateral de las lamelas del 4º dedo del pie de *Liolaemus monticola* (MNHN-103)

Región femoral por dorsal con escamas triangulares, fuertemente carenadas, con un mugrón; por ventral las escamas son grandes, redondeadas, lisas, yuxtapuestas.

Región tibiofibular con escamas anchas, triangulares, fuertemente quilladas, imbricadas y ligeramente sobresalientes; por ventral, redondeadas, anchas. lisas, imbricadas.

Escamas del dorso del pie con escamas amplias, fuertemente quilladas, triquilladas algunas cuyo borde es dentado, particularmente aquellas cercanas a los dedos. Las escamas del dorso de los dedos con una fuerte quilla con borde dentado, la quilla se prolonga en un mugrón.

La pierna extendida hacia delante llega al hombro.

Las escamas plantares son triangulares, carenadas, bordes dentados, imbricadas. 24 lamelas rectangulares de disposición transversal con tres quillas muy sobresalientes y, al igual que en las lamelas de las manos se aprecian con mayor claridad las puntas laterales a las carenas de cada lamela. 23 lamelas bajo el 4º dedo del pie derecho. Secuencia de dígitos 4>3=5>2>1.

Cola con escamas cuadrangulares, quilladas, mucronadas, imbricadas, ventralmente lisas, cuadrangulares, imbricadas.

Diseño en fijador. El holotipo presenta un color de fondo grisáceo, destacan en los flancos del animal campos negros azabache que nacen desde la parte alta del ojo y que se extienden por los costados hasta la altura de la ingle, estos campos negros están interrumpidos por proyecciones de manchas más claras que se proyecta desde el dorso, igualmente hay proyecciones de la pigmentación más clara desde el vientre configurando formas de U invertidas; en el dorso hay un diseño de manchas vermiculares que pueden cruzar la espalda, apareciendo salpicada; cada vermiculación está bordeada por detrás por una raya más clara. Esta manchas alargadas se hacen más anchas a la altura de las caderas y convergen en medial para formar un diseño zigzagueante que se prolonga hast los 2/3 de la cola. La garganta presenta marmoraciones de rayas que convergen hacia medial y cuyo origen es la cara, de modo que ésta presenta estrías negras que nacen debajo del ojo.

En la cara posterior y en el reborde superior de los muslos aparece una conspicua línea blanca, formada por conjunto de escamas blancas, que son interrumpidas por una a dos escamas oscuras, dicha línea se puede apreciar incluso desde arriba.

Variación. El número de escamas al medio del cuerpo en esta especie es 58 en promedio, con un rango entre 56 y 60, para ocho individuos; L. monticola presenta 69 (Donoso-Barros 1966: 228). Los machos exhiben todos dos poros precloacales, amarillentos y pequeños. El diseño no presenta muchas variaciones, algunos individuos presentan bandas maxilares constituidas por barras que están espaciadas por áreas más claras; Los patrones de la escamación cefálica son claramente más definidos que los que se encuentran en la especie próxima *L. monticola*.

Etimología. *Confusus*, del latín CONFÚSUS, Participio pasado de CONFÚNDERE *confondere*. Mezclado, sin orden; no distinto, alusivo a dificultad de ser identificado, debido a semejanza con otras especies.

Ecología. *Liolaemus confusus* es una especie insectívora y saxícola. Selecciona áreas rocosas como microhábitat. La totalidad de los individuos estudiados fueron observados desarrollando su actividad diaria (*i.e*., caza, termorregulación) sobre piedras de diferentes tamaños, al igual que en *L. monticola* (ver Schulte *et al*. 2004). En el área de distribución de *L. confusus* fueron además documentadas las especies congenéricas *L. chiliensis* y *L. lemniscatus*, y los colúbridos *Philodryas chamissonis* y *Tachymenis chilensis*. El ambiente del cerro Los Robles de Lolol (tierra típica) está profundamente degradado por plantaciones de pino, pastoreo de caprinos y ovinos; en muchas partes los suelos son esqueléticos.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados sostienen razonablemente la hipótesis de que *L. confusus* debe ser reconocido como un taxón diferente de *L. monticola*. Las claras semejanzas observadas en sus caracteres fenotípicos podrían ser explicadas por dos factores fundamentales. Primero, por ancestría común, lo que sin embargo, debe ser evaluado con pruebas filogenéticas. Y segundo, por la retención de estructuras ecológicas similares. Como fue mencionado anteriormente, *L. confusus* y *L. monticola* son especies adaptadas a ecosistemas temperados de cordillera, evidentemente insectívoras y saxícolas. Esto favorecería la conservacion de las principales estructuras de sus fenotipos y conductas, llevando como consecuencia a las similaridades observadas. Si ambas especies están efectivamente relacionadas a un ancestro común y reciente, y si los eventos de especiación que las originaron se desarrollaron en ausencia o con escasa superposición geográfica, es plausible sospechar que los nichos de ambas formas

fueron conservados. De hecho, el conservacionismo de nicho parece ser una consecuencia común de los procesos de diversificación en los que dos o más especies se originan bajo condiciones de hábitat relativamente semejantes (véase Peterson *et al*. 1999; Prinzing *et al*. 2001; Losos *et al*. 2003). Ante este escenario, el genotipo de tales nuevos taxa conserva gran parte de los caracteres que les otorgan adecuación ecológica, en una instancia. Mientras que en otra, el desplazamiento de caracteres sexuales aparece como una estrategia innecesaria, debido a que el despliegue de señales reproductivas no se superpondría por causa del aislamiento geográfico (Coyne y Orr 2004; Panhuis *et el*. 2001).

Debido a las importantes semejanzas ecológicas entre *L. confusus* y *L. monticola*, parece incluso posible que factores tan esenciales como sus nichos tróficos pudiesen no afectar el desarrollo de fenotipos demasiado divergentes. Aunque no existen antecedentes más detallados sobre la dieta de *L. confusus*, si fuese un insectívoro generalista, o si fuese un mirmecófago especialista como *L. monticola* (Jaksic 1998), sus estructuras fenéticas podrían no parecer fundamentalmente distintas. Por ejemplo, Mattison (1999) sugirió que la ausencia de especializaciones observadas en las proporciones corporales de *L. monticola* en relación a otros *Liolaemus* con nichos tróficos más amplios (Jaksic *et al*. 1980; Jaksic 1998), se deberían a sus conductas de caza. Este autor comparó las estrategias de captura de presas entre diversos lagartos mirmecófagos, concluyendo que, por ejemplo, las adaptaciones fenotípicas observadas en *Phrynosoma platyrhinos* y *Moloch horridus* se deberían a que estas especies dedican gran parte del día a la caza en áreas abiertas. Ello favorecería el desarrollo de fenotipos crípticos como mecanismos de defensa ante depredadores. Sin embargo, debido a que *L. monticola* desarrolla toda su actividad diaria, incluida la caza (ver arriba), sobre rocas, no requiere de especializaciones evidentes para incrementar sus probabilidades de supervivencia. Del mismo modo, dado que *L. confusus* desarrolla gran parte de su actividad sobre piedras, tal hipótesis podría contribuir a explicar la homogeneidad morfológica entre ambas formas.

Divergencia de caracteres en *L. confusus* y *L. monticola*

Aunque las estructuras fenotípicas de *L. confusus* y *L. monticola* se observan similares en diversos aspectos, existen caracteres que parecen fundamentales para justificar su reconocimiento como especies independientes. Además de las diferencias referidas en los patrones de coloración, requieren ser consideradas en detalle la arquitectura de las lamelas subdigitales y las características cromosómicas de ambas especies.

Escasos estudios conducidos en lagartos han intentado explicar las causas que afectan directamente la evolución de sus lamelas subdigitales. Análisis ecomorfológicos desarrollados sobre iguanianos del género *Anolis* (Collette 1961; Glossip y Losos 1997; Macrini *et al*. 2003) y algunos geckónidos (Collette 1962), han mostrado que ciertas especializaciones ecológicas parecen predecir la estructura de tales escamas, como consecuencia de factores de selección natural. Estos autores mostraron que en especies con estrecha relación filogenética (*i.e*., congenéricas, o de los mismos grupos de especies), las diferencias en las lamelas subdigitales aparecen mayormente acentuadas al comparar taxa con preferencias por perchas de diferente altura (véase Collette 1962; Glossip y Losos 1997). Una hipótesis adicional (Luke 1986), sugiere que la arquitectura de estas escamas estaría condicionada por las características del sustrato, de manera más bien independiente a la altura de percha. Por ejemplo, esta autora señala que las especies adaptadas a ambientes arenosos desarrollan ornamentos más conspicuos en comparación con especies que exhiben preferencia por otros hábitat. Sin embargo, esta ultima hipótesis parece no explicar las diferencias observadas en la arquitectura de las lamelas de *L. confusus* y *L. monticola*. Ello, fundamentalmente, porque estas dos lagartijas seleccionan rocas como microhabitat.

Por otro lado, aunque la altura de percha parece no representar una explicación satisfactoria para el patrón de lamelas de *L. confusus* y *L. monticola*, esta hipótesis podría resultar más apropiada. De acuerdo a Collette (1961), Glossip y Losos (1997) y Macrini *et al*. (2003), las perchas de mayor altura y más verticales requieren de extremidades con mayor numero de lamelas, de modo de incrementar

la resistencia a la gravedad. En el caso de las especies de *Liolaemus* estudiadas en este trabajo, el mayor desarrollo de quillas en las lamelas subdigitales de *L. confusus* podría estar relacionado con la necesidad de mejorar diferentes formas de desplazamiento sobre las mismas rocas. Futuros estudios debieran estudiar por ejemplo, si *L. confusus* y *L. monticola* permanecen la mayor parte del día en la superficie más horizontal de las rocas, o si tienden por ejemplo a desplazarse por los costados de éstas, y por tanto, en superficies más verticales. De esa forma, podría comprenderse por qué dos especies que seleccionan un mismo tipo de hábitat desarrollan diferentes estrategias de especialización de escamas como respuesta a una divergencia en el uso del mismo microhábitat. La información disponible por ahora es insuficiente para desarrollar conclusiones más definitivas.

Las características cromosómicas de *L. confusus* aportan una evidencia adicional y quizás más significativa en su distinción de *L. monticola*. De hecho, los diferentes números de cromosomas observados en ambas especies (véase diagnosis) constituyen un factor esencial para restringir su compatibilidad reproductiva. Esto significa que la producción de descendencia en caso de cruzamientos heteroespecíficos (si ambas especies no estuviesen además aisladas geográficamente), resultaría altamente improbable, o produciría híbridos caracterizados por una disminución del *fitness* en relación a los progenitores (véase Coyne y Orr 2004). De esa forma, la selección natural ejercería una fuerte presión sobre tal descendencia, desencadenando su extinción.

Estos argumentos llevan a la necesidad de reestudiar en forma detallada la totalidad de las poblaciones hasta ahora determinadas como *L. monticola*, como fuese recientemente sugerido por Pincheira-Donoso y Núñez (2005). Diferentes estudios conducidos por Lamborot (1991, 1993, 1998, 2001) y Lamborot y Álvarez-Sarret (1989) han establecido que esta especie estaría caracterizada por un polimorfismo cromosómico sorprendentemente amplio. Los cariotipos estudiados muestran poblaciones con números diploides que varían entre 32 y más de cuarenta. Lamborot y Álvarez-Sarret (1993) y Lamborot e Eaton (1991, 1997) señalan que el efecto vicariante de cursos fluviales pudo determinar tales diferencias en los sistemas cromosómicos, debido a la ausencia de flujo génico. Sin embargo, deben considerarse nuestros aspectos anteriormente discutidos, sobre los efectos que las divergencias cromosómicas ejercen sobre la compatibilidad reproductiva y sobre la adaptación de híbridos heteroespecíficos. Parece más plausible esperar que varias de las poblaciones estudiadas por los autores mencionados representen de hecho especies diferentes, antes que una misma especie con tal grado de diferenciación citogenética (ver Coyne y Orr 2004).

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto “Libro Rojo” de la VI Región por proveer la logística y el financiamiento para realizar las expediciones a Lolol. A Juan Carlos Torres-Mura por la revisión crítica del manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AVILA-PIRES, T.C.S.
1995 Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). Zoologische Verhandelingen 299: 1-706.
COLLETTE, B.B.
1961 Correlations between ecology and morphology in anoline lizards from Havana, Cuba and southern Florida. Bulletin Museum of Comparative Zoology 125: 137-162.
COLLETTE, B.B.
1962 Arboreality, lamellae, and body size in two species of Cuban geckos. Copeia, 1962: 644-645.
COYNE, J.A. y ORR H.A.
2004 Speciation. Sinauer Associates Inc. MA, USA.
ESCOBAR, C., LABRA, A., y NIEMEYER, H.M.
2001 Chemical composition of precloacal secretions of *Liolaemus* lizards. Journal of Chemical Ecology, 27: 1677-1690.

ESPINOZA, R.E. y LOBO, F.
2003 Two new species of *Liolaemus* lizards from Northwestern Argentina: speciation within the Northern subclade of the *elongatus* group (Iguania: Liolaemidae). Herpetologica 59: 89-105.
ESPINOZA, R.E., WIENS, J.J. y TRACY, C.R.
2004 Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: Breaking the ecophysiological rules or reptilian herbivory. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 101: 16819-16824.
ETHERIDGE, R.
1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). American Museum Novitates 3142: 1-34.
FELSENSTEIN, J.
1985 Phylogenies and the comparative method. American Naturalist 125: 1-15.
FOX, S.F., MCCOY, J.K. y BAIRD, T.A.
2003 *Lizard social behavior*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
GLOSSIP, D. y LOSOS, J.B.
1997 Ecological correlates of number of subdigital lamellae in anoles. Herpetologica 53: 192-199.
HARVEY, P.H. y PURVIS, A.
1991 Comparative methods for explaining adaptations. Nature 351: 619-624.
JAKSIC, F.M. y NÚÑEZ, H.
1979 Escaping behavior and morphological correlates in two *Liolaemus* species of central Chile (Lacertilia: Iguanidae). Oecologia 42: 119-122.
JAKSIC, F.M., NÚÑEZ, H. y OJEDA, F.P.
1980 Body proportions, microhabitat selection, and adaptive radiation of *Liolaemus* lizards in central Chile. Oecologia 45: 178-181.
LAMBOROT, M.
1991 Karyotypic variation among populations of *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) separated by the riverine barriers in the Andean range. Copeia 1991: 1044-1059.
LAMBOROT, M.
1993 Chromosomal evolution and speciation in some Chilean lizards. Evolución Biológica (Bogotá) 7: 133-151.
LAMBOROT, M.
1998 A new derived and highly polymorphic chromosomal race of *Liolaemus monticola* (Iguanidae) from the “Norte Chico” of Chile. Chromosomal Research 6: 247-254.
LAMBOROT, M.
2001 Karyotypic polymorphism and evolution within and between the *Liolaemus monticola* (Iguanidae) “northern 2n= 38-40” chromosome race populations in Central Chile. Revista Chilena de Historia Natural 71: 121-138.
LAMBOROT, M. y ÁLVAREZ-SARRET, E.
1989 Karyotypic characterization of some *Liolaemus* lizards in Chile (Iguanidae). Genome 32: 393-403.
LAMBOROT, M. y ÁLVAREZ-SARRET, E.
1993. Karyotypic variation within and between populations of *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) separated by the Maipo River in the coastal range of central Chile. Herpetologica 49: 435-449.
LAMBOROT, M. y EATON, L.C.
1991 Concordance of morphological variation and chromosomal races in *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) separated by the riverine barriers in the Andes. Zeitschrift für Zoologie Systematic und Evolutionforschung 30: 189-200.
LAMBOROT, M. y EATON, L.C.
1997 The Maipo river as a geographical barrier to *Liolaemus monticola* (Tropiduridae) in the mountain ranges of Central Chile. Journal of Zoology, Systematics and Evolution Research 35: 105-111.
LOBO, F. y ESPINOZA, R.E.
1999 Two new cryptic species of *Liolaemus* (Iguania: Tropiduridae) from nothwestern Argentina: resolution of the purported reproductive biomodality of *Liolaemus alticolor*. Copeia 1999 (1): 122-140.
LOSOS, J.B.
1994 Integrative approaches to evolutionary ecology: *Anolis* lizards as model systems. Annual Review of Ecology and Systematics 25: 467-493.

LOSOS, J.B.
2004 Adaptation and speciation in Greater Antillean anoles. Pp. 335-343 *In* U. Dieckmann, M. Doebeli, J.A.J. Metz, and D. Tautz, eds. Adaptive Speciation. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
LOSOS, J.B. y MILES, D.B.
2002 Testing the hypothesis that a clade has adaptively radiated: Iguanid lizard clades as a case study. American Naturalist 160: 147-157.
LOSOS, J.B. y SCHLUTER, D.
2000 Analysis of an evolutionary species-area relationship. Nature 408: 847-850.
LOSOS, J.B., LEAL, M., GLOR, R.E., DE QUEIROZ, K., HERTZ, P.E., RODRÍGUEZ SCHETTINO, L., CHAMIZO LARA, A., JACKMANN, T.R. y LARSON, A.
2003 Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. Nature 424: 542-545.
LOSOS, J.B., MOUTON, P.L.N., BICKEL, R., CORNELIUS, I. y RUDDOCK, L.
2002 The effect of body armature on escape behaviour in cordylid lizards. Animal Behaviour 64: 313-321.
MACRINI, T.E., IRSCHICK, D.J. y LOSOS, J.B.
2003 Ecomorphological differences in toepad characteristics between mainland and island Anoles. Journal of Herpetology, 37: 52-58.
MATTISON, C.
1999 Lizards of the world. Blandford, London.
NÚÑEZ, H., NAVARRO, J., GARÍN, C., PINCHEIRA-DONOSO, D. y MERIGGIO, V.
2003 *Phrynosaura manueli* y *Phrynosaura torresi*, nuevas especies de lagartijas para el norte de Chile (Squamata: Sauria). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, 52: 67-88.
NÚÑEZ, H., NAVARRO, J. y VELOSO, A.
2000 *Liolaemus foxi*, una nueva especie de lagarto para el norte de Chile (Squamata: Reptilia: Sauria). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, 49: 117-130.
NÚÑEZ, H., PINCHEIRA-DONOSO, D. y GARÍN, C.
2004 *Liolaemus hajeki*, nueva especie de lagartija de Chile (Squamata, Sauria). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile 53: 85-97.
PANHUIS, T.M., BUTLIN, R.K., ZUK, M. y TREGENZA, T.
2001 Sexual selection and speciation. Trends in Ecology and Evolution 16: 364-371.
PETERSON, A.T., SOBERON, J. y SANCHEZ-CORDERO, V.
1999 Conservatism of ecological niches in evolutionary time. Science 285: 1265-1267.
PINCHEIRA-DONOSO, D. y NÚÑEZ, H.
2003 *Liolaemus robertoi*, una nueva especie de Los Andes del norte de Chile perteneciente al grupo *ruibali* (Iguania: Tropiduridae: Liolaeminae). Multequina, Latin American Journal of Natural Resources 12: 1-15.
PINCHEIRA-DONOSO, D. y NÚÑEZ H.
2005 Las especies chilenas del género *Liolaemus* (Iguania, Tropiduridae, Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural de Chile 59: 1-486.
PINCHEIRA-DONOSO, D. y RAMÍREZ, G.M.
2005 Desplazamiento de caracteres como evidencias de un posible caso de especiación simpátrica entre dos *Liolaemus* del grupo *jamesi* en la Provincia de El Loa, con la descripción de una nueva especie. p. 350-365. *In*: G.M. Ramírez y D. Pincheira-Donoso (Eds.), Fauna del Altiplano y Desierto de Atacama. Vertebrados de la Provincia de El Loa. Phrynosaura Ediciones, Chile.
PRINZING, A., DURKA, S., KLOTZ, W. y BRANDL, R.
2001 The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences 268: 2383-2389.
ROUGHGARDEN, J.
1995 Anolis lizards of the Caribbean: Ecology, evolution, and plate tectonics. Oxford University Press, New York.
SCHLUTER, D.
2000 The ecology of adaptive radiation. Oxford University Press, Oxford.
SCHULTE, J.A., LOSOS J.B., CRUZ F.B. y NÚÑEZ H.
2004 The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini). Journal of Evolutionary Biology 17: 408-420.

SCHULTE, J.A., MACEY, J.R., ESPINOZA, R.E. y LARSON, A.
2000 Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. Biological Journal of the Linnean Society 69: 75-102.
SCOLARO, J.A. y CEI, J.M.
1997 Systematic status and relationships of *Liolaemus* species of the *archeforus* and *kingii* groups: a morphological and taxonumerical approach (Reptilia: Tropiduridae). Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino 15: 369-406.

Contribución recibida: 04.08.06; aceptada: 12.10.06.